

УДК 576.895.771 : 591.434

ОБРАЗОВАНИЕ ПЕРИТРОФИЧЕСКОЙ МЕМБРАНЫ В КИШЕЧНИКЕ *CULICOIDES PUNCTATUS* (DIPTERA: CERATOPOGONIDAE)

© С. А. Филимонова

Методами световой и электронной микроскопии исследовано формирование перитрофической мембраны (ПМ) при переваривании порции крови самками мокрецов *Culicoides punctatus* (Mg.). Формирование ПМ происходит только в задней части средней кишки и занимает большую часть пищеварительного цикла. Предшественники ПМ не оформлены в гранулы. Их материал отделяется непосредственно от поверхности микроворсинок эпителиальных клеток в виде аморфного и структурированного компонентов. Объединение компонентов и окончательное формирование ПМ происходят в полости кишки и при участии ее содержимого. Обсуждаются сходство и различия ультраструктуры и динамики синтеза ПМ у разных групп кровососущих двукрылых.

Несмотря на интенсивные и многосторонние исследования, назначение перитрофической мембраны насекомых до сих пор не удается определить однозначно. Предложенные объяснения сводятся к следующим основным положениям (Lehane, 1997): 1) перитрофическая мембрана осуществляет механическую защиту кишечного эпителия; 2) она предотвращает проникновение в полость тела насекомого всевозможных микроорганизмов, содержащихся в пище; 3) обнаружение в составе ПМ ряда ферментов предполагает ее участие в процессе пищеварения в качестве компонента, разделяющего в пространстве последовательные стадии расщепления компонентов пищи (Terra et al., 1979). Однако ни одна из предполагаемых функций ПМ не имеет, по-видимому, универсального характера. Наиболее ярким примером, на наш взгляд, является тот факт, что ПМ полностью отсутствует у целого ряда насекомых, что не мешает нормальному функционированию кишечника у их представителей (Billingsley, 1990; Lehane, 1997). Напрашивается предположение, что перитрофическая мембрана и сходные с ней образования, получившие в литературе наименование перитрофического матрикса (Peters, 1969), могут иметь несколько разные функции в разных группах беспозвоночных, так что у каждого конкретного вида одна из перечисленных функций может доминировать, а какие-то отсутствовать совсем.

Известно, что ПМ насекомых характеризуется значительным разнообразием морфологии, которая в большей степени определяется систематическим положением группы, нежели пищевой специализацией ее представителей (Peters, 1969). В отношении насекомых—гематофагов исследование ПМ имеет особое значение, так как большая часть их является переносчиками различных заболеваний животных и человека. В связи с этим накоп-

лено значительное число работ, посвященных разным аспектам морфологии, биохимии и физиологии ПМ у комаров, слепней, кровососущих мух, клопов и мошек (Billingsley, 1990; Lehane, 1997). При этом совершенно отсутствуют работы, рассматривающие строение ПМ у кровососущих мокрецов (сем. Ceratorogonidae) — наиболее древних представителей двукрылых. Единственная работа, посвященная этому вопросу, является экспериментальной и не затрагивает тонкой организации и способа формирования ПМ мокрецов (Sieburth et al., 1991). Анализируя взаимодействие *C. nubeculosus* с вирусом—возбудителем болезни синего языка у крупного рогатого скота, авторы приходят к выводу, что ПМ, формирующаяся в кишечнике мокрецов не ранее чем через 1 сут после кровососания, не может служить препятствием для инфицирования насекомых.

Настоящая работа имеет целью максимально подробно описать тонкую организацию и способ формирования ПМ в кишечнике мокрецов на примере широко распространенного в Северо-Западном регионе России вида *Culicoides punctatus* (Mg.).

МАТЕРИАЛ И МЕТОДИКА

Материалом для работы послужили самки *C. punctatus*, которых собирали с окон коровников в Себежском р-не Псковской обл. Для опытов отбирали зрелых голодных самок, которых отличали по пустому кишечнику и присутствию характерного темного пигмента в области брюшка. Отобранных насекомых однократно кормили на людях до полного растяжения кишечника, а затем содержали в лаборатории при температуре 18—20° с подкормкой сахарным сиропом. Материал фиксировали одновременно для световой и электронной микроскопии в течение первых суток через 15 мин, 1, 3, 6 и 24 ч после кровососания, а далее через каждые 12 ч до 4.5 сут включительно.

Для световой микроскопии в качестве фиксатора применяли спирт—формалин—уксусную кислоту в соотношении 9 : 3 : 1. Парафиновые срезы окрашивали гематоксилином—эозином, а также проводили реакцию ШИК для выявления углеводных компонентов. Для электронной микроскопии материал фиксировали в 2.5 %-ном растворе глутаральдегида на 0.1 М фосфатном буфере (pH 7.4) с последующей дофиксацией в 1 %-ном растворе OsO₄ на том же буфере. Объекты заливали в смесь смол эпон 812. Приготовленные по стандартной методике тонкие срезы просматривали в электронном микроскопе TESLA BS-500 или LEO-900.

РЕЗУЛЬТАТЫ

Как показал наш опыт, переваривание порции крови самками *C. punctatus* начинается сразу после кровососания и завершается не ранее, чем через 3—3.5 сут. Все это время поглощенная кровь находится в заднем отделе средней кишки, который после питания значительно увеличивается в объеме, а выстилающие его эпителиальные клетки уплощаются. На ранних этапах пищеварения клетки непосредственно контактируют с кишечным содержимым посредством регулярных микроворсинок, покрывающих их апикальную поверхность. В течение первых часов после питания в цитоплазме клеток не выявляется никаких секреторных гранул, а основную массу кле-

точных включений составляют вакуоли и конкреции. При этом у всех клеток имеются активное крупное ядрышко и развитые органоиды синтеза: шероховатый эндоплазматический ретикулум (*шэр*) и аппарат Гольджи (подробнее см.: Филимонова, 2004, в печати).

В нашем опыте материал ПМ впервые обнаружен в кишечнике мокрецов через 1 сут после кровососания. Анализ светооптических препаратов показал, что в этот период ПМ уже имеет разную степень развития в разных участках у одного и того же животного. Однако везде она вплотную примыкает к апикальной поверхности клеток, превосходя высоту микроворсинок не более чем вдвое, так что ее максимальная толщина не превышает 2—2.5 мкм. Сравнивая ультраструктуру ПМ в разных участках, можно представить начальные стадии ее формирования (рис. 1, 1—3. см. вкл.). По всей поверхности микроворсинок происходит отделение мелких структур неправильной вытянутой формы. В большинстве своем они выглядят как неравномерно раздутые короткие трубки. Их оболочка толщиной порядка 3 нм состоит из материала, отличного от плазматической мембраны микроворсинок (отсутствует характерная трехслойность). Светлое внутреннее пространство не превышает 30 нм в диаметре. Сначала трубчатые структуры заполняют промежутки между микроворсинками. На более продвинутой стадии они образуют небольшие скопления в виде светлых облачков в полости кишки непосредственно над слоем микроворсинок. На первых порах облачки разрознены, а затем сливаются друг с другом, формируя сплошной слой между эпителием и кровью (рис. 1, 1). Для удобства изложения совокупность описанных трубочек обозначим как структурный компонент будущей оболочки — *ск* (рис. 1, 2).

Интересно отметить, что слой трубчатых структур всегда сохраняет светлый фон и не смешивается с окружающей кровью. В то же время в него легко проникает аморфный материал средней электронной плотности, который представляет собой еще один тип секрета, производимого клетками в этот период. Аморфный материал ПМ отличается меньшей плотностью, чем те компоненты крови, которые примыкают к эпителиальной выстилке. По-видимому, он выделяется по всей боковой поверхности микроворсинок, так как на срезах они целиком покрыты тонким слоем этого материала. На верхушках микроворсинок аморфный матрикс скапливается в более заметных количествах и небольшими фрагментами отделяется в полость кишки (рис. 1, 3).

Начиная с этого срока и до конца пищеварения в апикальной зоне клеток в заметном количестве появляются плотные секреторные включения (рис. 1, 2). Это круглые ограниченные мембраной гранулы диаметром около 0.2 мкм, которые образуются в области аппарата Гольджи и мигрируют к апикальной поверхности клеток, где, вероятно, выделяются в полость кишки.

Через 1.5—2 сут после питания вместе с увеличением объема ПМ происходит ее уплотнение, причем доля аморфного компонента растет. Первоначально разрозненные вкрапления сливаются с новыми порциями материала и образуют различные по форме и толщине прослойки в составе структурного компонента оболочки (рис. 2, 1). Трубчатые структуры несколько уплощаются, но сохраняют беспорядочную ориентацию, светлых промежутков между ними становится меньше.

Через 2.5 сут после кровососания ПМ местами достигает уже своей максимальной толщины (5—6 мкм). Она по-прежнему вплотную примыкает к слою эпителиальных клеток. За ней следует слой гематиновых зерен и бо-

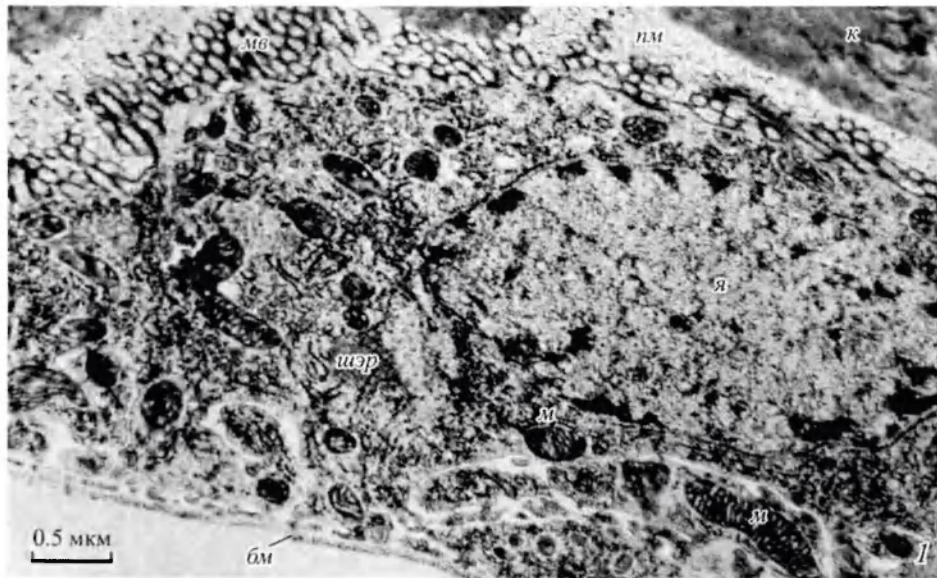


Рис. 1. Начальные этапы формирования перитрофической мембраны *Culicoides punctatus*.
 1 — ультраструктура кишечного эпителия через 1.5 сут после кровососания; 2 — апикальная часть клеток через 1 сут после кровососания; 3 — то же, через 2.5 сут после кровососания. ак — аморфный компонент ПМ, бм — базальная мембрана, к — кровь в просвете кишки, м — митохондрия, мв — микроворсинки; пм — перитрофическая мембрана, сг — секреторные гранулы, ск — структурный компонент ПМ, шэр — шероховатый эндоплазматический ретикулум, я — ядро клетки.

Fig. 1. Beginning stages of the peritrophic membrane formation in *Culicoides punctatus*.

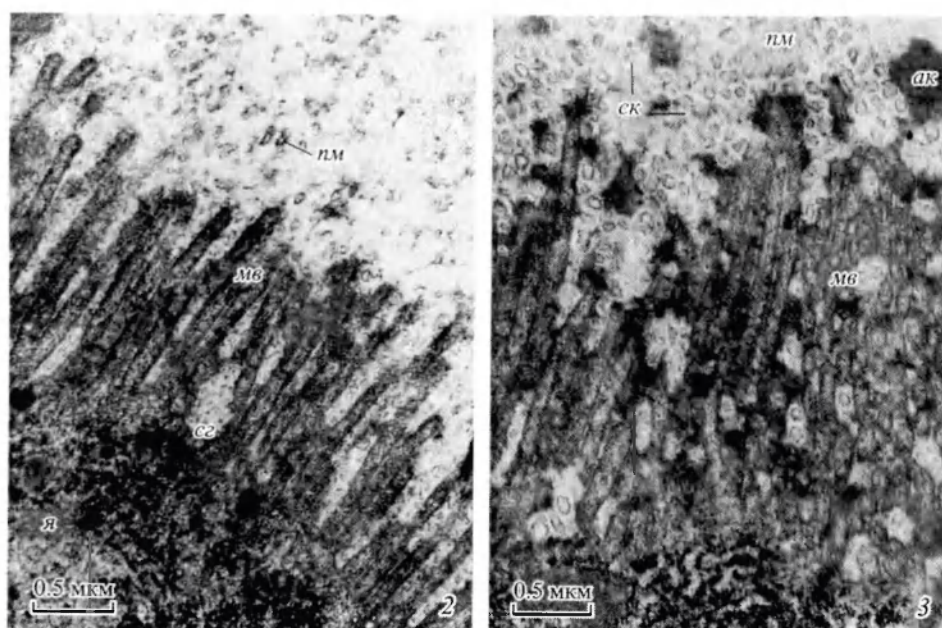


Рис. 1 (продолжение).

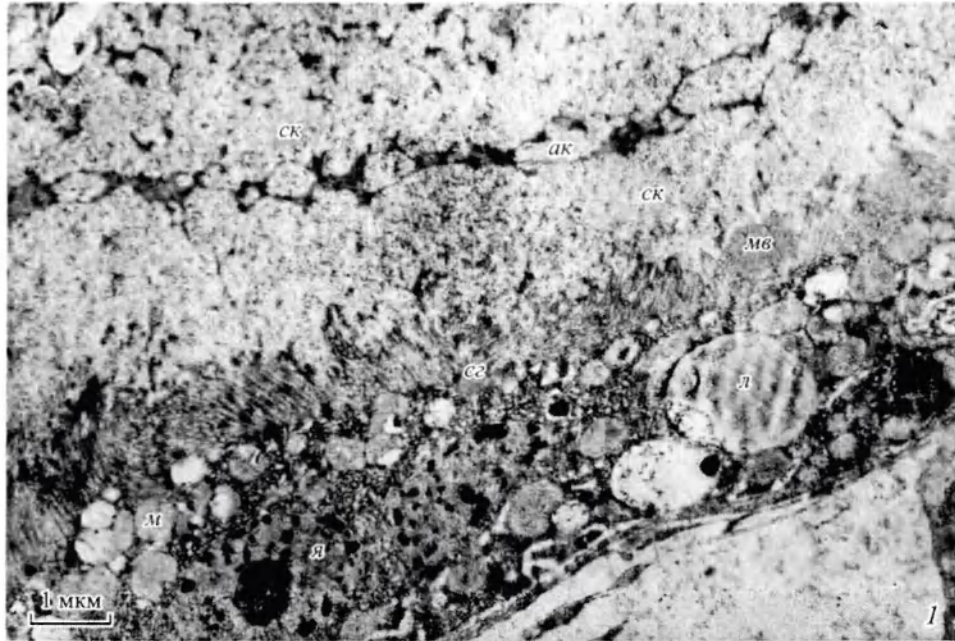


Рис. 2. Перитрофическая мембрана *Culicoides punctatus* в конце пищеварения.

1 — общий вид кишечного эпителия через 2 сут после кровососания; 2 — внешний слой ПМ на границе с кровью (2.5 сут после кровососания); 3 — секреция фибриллярного компонента ПМ через 3 сут после кровососания. л — липидная гранула, мф — микрофибриллы, фк — фибриллярный компонент ПМ. Остальные обозначения, как на рис. 1.

Fig. 2. The peritrophic membrane of *Culicoides punctatus* in the end of feeding.

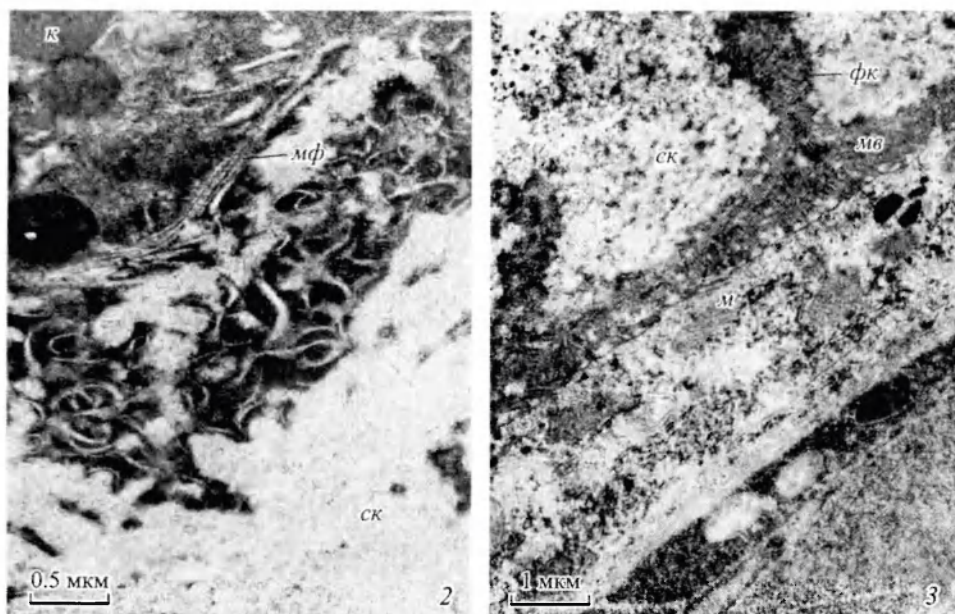


Рис. 2 (продолжение).

лее центрально — скопление интактных эритроцитов. Основную массу кишечного содержимого в это время составляет гемолизированная кровь с вкраплением гематиновых зерен по всему объему. Широкий периферический слой содержимого кишки отличает более интенсивная ШИК-реакция. Этот слой имеет изрезанный внутренний край и по толщине существенно превышает перитрофическую оболочку. Сама оболочка также имеет неровный внутренний край, от нее отделяются небольшие фрагменты, лежащие в полости кишки. Внутренняя поверхность перитрофической оболочки, примыкающая к пищевым массам, местами содержит большое число всевозможных вакуолей. Нередко в них можно видеть центральный фрагмент повышенной электронной плотности. В промежутке между вакуолями нередко небольшие стопки микрофибрилл, которые никогда не образуют единого слоя, а встречаются фрагментарно (рис. 2, 2).

Через 3 сут после питания часть самок имели пустой кишечник с отдельными скоплениями гематина. Однако у большинства особей в этот период в содержимом средней кишки еще присутствуют остатки пищевого материала в виде гомогенной центральной массы и небольшого периферического слоя целых эритроцитов. ПМ местами отделяется от эпителиальной выстилки, образуя эктоперитрофическое пространство. У нескольких самок через 3.5 сут после питания в центре кишечной полости можно было наблюдать пищевой комок, окруженный сплошным слоем ПМ. При этом сама мембрана имела неровные очертания. Ее наружный край содержал выросты, направленные в сторону эпителиальных клеток, а на поверхности самих клеток были заметны фрагменты новых слоев перитрофической оболочки.

При анализе электронномикроскопических препаратов у всех самок этого срока на поверхности микроворсинок было отмечено отделение очень тонких фибрилл, чередующихся с мелкими гранулами средней электронной плотности. Поскольку указанные гранулы встречались только в области, примыкающей к микроворсинкам клеток, а фибриллы простирались в полость кишки, можно было предположить, что мелкие гранулы являются предшественниками фибрилл. Последние в совокупности обозначены в данной работе как фибриллярный компонент ПМ. В значительной степени этот компонент напоминает гликокаликс, присущий эпителиальным клеткам, однако в отличие от последнего образует достаточно удаленные от клеток тяжи, направленные в полость кишки (рис. 2, 3).

Через 4.5 сут после кровососания полость кишки у всех исследованных самок была свободна от содержимого и каких-либо следов ПМ. Исчезли и скопления гематиновых зерен. Микроворсинки в эпителии голодных самок покрыты тонким слоем гликокаликса и отделяют от себя небольшие везикулы диаметром порядка 50 нм, которые можно обнаружить только в районе щеточной каемки.

ОБСУЖДЕНИЕ

Как показали результаты настоящего исследования, формирование ПМ в кишечнике *C. punctatus* представляет собой длительный процесс, охватывающий большую часть цикла пищеварения. Этот процесс включает секрецию эпителиальными клетками по крайней мере трех компонентов, видимых в электронный микроскоп. Сначала на поверхности эпителиальной выстилки появляется тонкий слой структурного компонента, который состоит из множества мелких трубчатых образований. Затем к нему добавля-

ется аморфный матрикс и в самом конце цикла пищеварения — фибриллярный компонент.

Приведенные данные не согласуются с материалами ультраструктурного исследования кишки у *C. pulicaris* (Чайка, 1983). Перитрофическая мембрана *C. pulicaris* описана автором, как плотное гомогенное образование толщиной 0.5 мкм, которое покрывает кишечный эпителий через 1 сут после кровососания. Если исходить из данных настоящей работы, в этот период формирование ПМ только начинается, а ее конечная толщина соответствует у мокрецов 6 мкм. Такая толщина характерна для ПМ I типа (PM I) (Peters, 1969; Lehane, 1997).

С другой стороны, наши данные относительно скорости образования ПМ мокрецов совпадают с результатами экспериментальной работы, выполненной на *C. nubeculosus* (Sieburth et al., 1991). В этом отношении мокрецы ближе всего к москитам, у которых весь процесс занимает 2—3 сут (Gemetchu, 1974; Blackburn et al., 1988).

Анализ 75 видов насекомых из разных отрядов позволил Петерсу сделать вывод о том, что их ПМ имеет в своем составе два обязательных компонента: микрофибриллы и аморфный матрикс (Peters, 1969). Гистохимические исследования, а также ультраструктурное сходство ПМ с эндокутикулой насекомых позволило предположить, что микрофибриллы имеют в своей основе хитин (Mercer, Day, 1952; Peters, 1969). Позднее это положение было подтверждено благодаря применению иммуноцитохимии (Peters, Latka, 1986; Nagel, Peters, 1991). Показано, что хитин входит в состав электронно-светлой части ПМ и является основой ее прочности, а материал электронноплотного аморфного матрикса состоит преимущественно из протеогликанов, которые играют роль организующего начала и объединяют фибриллы в единую структуру (Mercer, Day, 1952; Zimmerman, Peters, 1987; Nagel, Peters, 1991).

В случае *C. punctatus* низкой электронной плотностью обладает структурный компонент ПМ, который дополняется более плотным аморфным матриксом. Сравнение разных стадий пищеварения *C. punctatus* позволяет заключить, что результатом взаимодействия этих двух компонентов является постепенное изменение структуры мембраны, так что со временем она уплотняется и становится многослойной. При этом аморфный матрикс, проникая внутрь структурного компонента, образует в его составе как самостоятельные слои, так и небольшие фрагменты. Таким образом, основные компоненты перитрофической оболочки мокрецов те же, что и у других насекомых. Неясно участие в строительстве ПМ фибриллярного компонента, секреция которого была отмечена в самом конце пищеварения. Влияние его материала на изменение структуры ПМ осталось неясным и требует дальнейших исследований.

Все компоненты и их структурные единицы в ПМ мокрецов ориентированы произвольно. Это исключает идею о возможной роли микроворсинок в качестве шаблона для построения ПМ насекомых (Peters et al., 1979). Скорее можно говорить о том, что эту роль в какой-то степени выполняет кишечное содержимое. Так, на границе с кровью возникают более сложные структуры, которые составляют самый внутренний слой ПМ. И только в этом слое местами отмечалось образование длинных стопок микрофибрилл. В литературе высказывалось предположение о том, что кишечное содержимое может претендовать на роль организующего начала в процессе созревания ПМ в кишечнике комаров (Perrone, Spielman, 1988). В том случае, когда в эксперименте ПМ была синтезирована комарами в отсутствии

кровенного питания, ее структура отличалась от обычной мембраны и по плотности, и по сложности организации (Billingsley, Rudin, 1992).

Следует отметить, что все компоненты ПМ *C. punctatus* синтезируются клетками кишечного эпителия вне связи с какими-либо внутриклеточными гранулами, а их отделение наблюдается по всей поверхности апикальной мембраны клеток. Прежде всего, это касается структурного компонента перитрофической оболочки, формирование которого наблюдалось у *C. punctatus* как на поверхности микроворсинок, так и в промежутках между ними. Аморфный и фибриллярный компоненты мембраны выводятся из клеток по всей поверхности микроворсинок, но, вероятно, их материал способен концентрироваться на верхушках микроворсинок, откуда он отделяется в полость кишки.

Что же касается секреторных включений, наблюдаемых в апикальной зоне эпителиальных клеток на протяжении большей части цикла пищеварения (Филимонова, 2004), то более вероятно предположить, что они содержат в своем составе пищеварительные ферменты. Близкий им по плотности аморфный матрикс ПМ, как уже было сказано, выделяется по всей поверхности микроворсинок безотносительно к присутствию апикальных гранул в данном месте. Косвенным свидетельством в пользу такого предположения может также служить то обстоятельство, что сходные по размеру и плотности секреторные гранулы в кишечнике комара *Aedes aegypti* дают положительную реакцию на трипсин при использовании метода иммуноцитохимии (Graf et al., 1986).

Таким образом, у исследованного вида мокрецов синтез ПМ не сопровождается качественными преобразованиями внутренней структуры клеток. Это справедливо и в отношении других представителей кровососущих Nematocera: комаров (Bertram, Bird, 1961; Houk et al., 1979; Perrone, Spielman, 1988), москитов (Gemetchu, 1974; Blackburn et al., 1988) и мошек (Reid, Lehane, 1984). Дезинтеграция стопок и завитков *шэп*, наблюдаемая у многих кровососов в начале цикла пищеварения (Billingsley, 1990), отмечена и у мокрецов (Филимонова, 2004). Однако она не имеет непосредственного отношения к синтезу ПМ, поскольку происходит и у блох, у которых ПМ вообще не формируется (Филимонова, 1989).

У мокрецов очень поздно образуется эктоперитрофическое пространство. Только через 3 сут после кровососания мокрецов содержимое кишечника окружено сплошным слоем ПМ, а между ней и эпителием имеет место заметный промежуток. Большая часть цикла пищеварения ПМ находится в тесном контакте с эпителиальной выстилкой кишки. В этих условиях гипотеза о разграничении этапов пищеварения насекомых, благодаря концентрации разных ферментных систем в экто- и эндоперитрофическом пространстве (Terra et al., 1979; Terra, Ferreira, 1981), вероятно, не работает, а основной функцией ПМ, по-видимому, может быть защитная.

В заключение отметим, что ПМ *C. punctatus* даже в сформированном состоянии не имеет четких границ, а обнаруженные в ее наружной части стопки микрофибрилл не образуют сплошного слоя, как это имеет место у многих других насекомых (Lehane, 1997). В связи с этим можно предположить, что она представляет собой полужидкую гелеобразную структуру, изменчивую по форме и толщине в зависимости от условий, в которых происходит ее формирование в каждом конкретном участке кишечника. Подобного рода внекишечные образования могут представлять собой промежуточную структуру между типичной ПМ и гликокаликсом. Такой тип ПМ более всего напоминает мукозный слой в кишечнике млекопитаю-

ших, с которым неоднократно сравнивали в литературе ПМ насекомых (Lehane, 1997).

Автор выражает свою признательность Н. К. Бродской за помощь в сборе материала и постановке опыта.

Список литературы

- Филимонова С. А. Морфологический анализ пищеварения у блох *Leptopsylla segnis* (Siphonaptera: Leptopsyllidae) // Паразитология. 1989. Т. 23, № 6. С. 480—487.
- Филимонова С. А. Морфологическое исследование цикла пищеварения у кровососущих мокрецов р. *Culicoides* // Журн. эвол. биохим. и физиол. 2004 (в печати).
- Чайка С. Ю. К анализу ультраструктуры средней кишки некоторых кровососущих двукрылых (Diptera) // Энтомол. обозр. 1983. Т. 62, вып. 3. С. 470—477.
- Bertram D. S., Bird R. G. Studies on mosquito-born viruses in their vectors. The normal fine structure of the midgut epithelium of the female *Aedes aegypti* (L.) and the functional significans of its modification following a bloodmeal // Trans. R. Soc. Trop. Med. Hyg. 1961. Vol. 55. P. 404—423.
- Billingsley P. F. The midgut ultrastructure of hematophagous insects // Annu. Rev. Ent. 1990. Vol. 35. P. 219—248.
- Billingsley P. F., Rudin W. The role of the mosquito peritrophic membrane in bloodmeal digestion and infectivity of *Plasmodium* species // J. Parasitol. 1992. Vol. 78, N 3. P. 430—440.
- Blackburn K., Wallbanks K. R., Molyneux D. H., Lavin D. P. The peritrophic membrane of the female sandfly *Phlebotomus papatasi* // Ann. Trop. Med. Parasit. 1988. Vol. 82, N 6. P. 613—619.
- Gemetchu T. The morphology and the fine structure of the midgut and peritrophic membrane of the adult female *Phlebotomus longipes* Parrot a. Martin (Diptera: Psychodiidae) // Ann. Trop. Med. Parasit. 1974. Vol. 68, N 1. P. 111—124.
- Graf R., Raikhel A. S., Brown M. R., Lea A. O., Breigel H. Mosquito tripsin: immunological localization in the midgut of blood-fed *Aedes aegypti* (L.) // Cell. Tiss. Res. 1986. Vol. 245, N 1. P. 19—27.
- Houk E. J., Obie F., Hardy J. L. Peritrophic membrane formation and the midgut barrier to arboviral infection in the mosquito, *Culex tarsalis* Coquillett (Insecta, Diptera) // Acta Trop. 1979. Vol. 36. P. 39—45.
- Lehane M. J. Peritrophic matrix structure and function // Annu. Rev. Entomol. 1997. Vol. 42. P. 525—550.
- Mercer E. H., Day M. F. The structure of the peritrophic membranes of certain insects // Biol. Bull. 1952. Vol. 103. P. 384—394.
- Nagel G., Peters W. Formation, properties and degradation of the peritrophic membranes of larval and adult fleshflies, *Parasarcophaga argirostoma* (Insecta, Diptera) // Zoomorphology. 1991. Vol. 111. P. 103—111.
- Perrone J. B., Spielman A. Time and site of assembly of the peritrophic membrane of the mosquito *Aedes aegypti* // Cell. Tiss. Res. 1988. Vol. 252. P. 473—478.
- Peters W. Vergleichende Untersuchungen der Feinstruktur peritrophischer Membranen von Insekten // Z. Morph. Tiere. 1969. Vol. 64. S. 21—58.
- Peters W., Latka I. Electron microscopic localization of chitin using colloidal gold labeled wheat germ agglutinin // Histochemistry. 1986. Vol. 84. P. 155—160.
- Peters W., Heitmann S., D'Haese J. Formation and fine structure of peritrophic membranes in the earwig, *Forficularia auricularis* (Dermaptera: Forficulidae) // Entomol. Gen. 1979. Vol. 5. P. 241—254.
- Reid G. D. F., Lehane M. J. Peritrophic membrane formation in three temperate simuliids, *Simulium ornatum*, *S. equinum* and *S. lineatum* with respect to the migration of onchocercal microfilariae // Ann. Trop. Med. Parasitol. 1984. Vol. 78. P. 527—539.
- Sieburth P. J., Nunamaker C. E., Ellis J., Nunamaker R. A. Infection of the midgut of *Culicoides variipennis* (Diptera: Ceratopogonidae) with Bluetongue Virus // J. Med. Entomol. 1991. Vol. 28, N 1. P. 74—85.
- Terra W. R., Ferreira C. The physiological role of the peritrophic membrane and trehalase: digestive enzymes in the midgut and excreta of starved larvae of *Rhynchosciara* // J. Insect Physiol. 1981. Vol. 27. P. 325—331.

- Terra W. R., Ferreira C., De Bianchi A. G. Distribution of digestive enzymes among the endo- and ectoperitrophic spaces and midgut cells of *Rinchiociera* and its physiological significans // *J. Insect Physiol.* 1979. Vol. 25. P. 487—494.
- Zimmerman D., Peters W. Fine structure and permeability of peritrophic membranes of *Calliphora erythrocephala* (Meigen) (Insecta: Diptera) after inhibition of chitin and protein synthesis // *Comp. Biochem. Physiol.* 1987. Vol. 86 B. P. 353—360.

Зоологический институт РАН,
Санкт-Петербург

Поступила 09.06.2003

THE FORMATION OF THE PERITROPHIC MEMBRANE IN THE GUT OF *CULICOIDES PUNCTATUS* (DIPTERA: CERATOPOGONIDAE)

S. A. Filimonova

Key words: peritrophic membrane, biting midge, *Culicoides punctatus*.

SUMMARY

Using light and electron microscopy, the structure of the peritrophic membrane (PM) was studied in females of the biting midge *Culicoides punctatus* (Mg.) during the process of blood meal digestion. The PM formation occurs in the posterior part of midgut and lasts during the most time of the digestive cycle. The PM precursors are probably not associated with any intracellular granules. The PM consists of two main components: light structural component and dark amorphous matrix, both of which are directly released from the entire microvillar surface. The aggregation of secreted components takes place in the gut lumen to form gel-like multilayered PM up to 6 μm thickness with bundles of microfibrills situated in the PM surface facing the lumen. Similarities and differences of the PM formation in most groups of blood-sucking insects are discussed.
